

ラットにおける食物貯蔵行動の発達

宮 本 邦 雄

問題と目的

行動発達に及ぼす遺伝的要因と環境的要因の交互作用については、動物を被験体として、胎児期の環境要因や離乳前の母子相互作用など初期経験の影響及び初期行動の発達プロセスが調べられてきた。

発達研究の前提として多くの場合、未熟な状態から完成された状態へという方向性、発達途上にある未成体の行動は完成された成体型行動の前駆形態であるという観点があると思われる。しかし近年、それぞれの発達段階において個体が示す行動パターンは完全な形態をなし、幼若な生体はそれぞれの発達段階の生態学的環境(ニッチェ)に適応的な存在であるという、個体発生的適応(ontogenetic adaptation)の概念が提唱されてきた(Oppenheim,1981; Alberts,1987)。

Alberts(1987)によると、1)発達過程においてある側面の一時的変化がみられ、2)その発達の变化と生態学的ニッチェが対応しており、3)生活体と環境との間に機能的関係が認められる場合、個体発生的適応の概念が適用できるとしている。これまでラットの行動発達においては、遊び行動(Oppenheim,1981)、吸乳から摂食・摂水への摂取行動(Galef,1981)、離乳前味覚嫌悪学習の欠如(Alberts,1987)、体温調節行動(Hoffman, Graham,& Alberts,1999)等が取り上げられてきた。

哺乳動物の多くは、個体発生の初期に2つの大きな環境の変化を通過しなければならない。すなわち、周生期(胎児期から胎外期へ)と離乳期(母親への完全な栄養依存から自立的摂取へ)である。発達途上の幼体はこの厳しい環境変化に適応していく必要がある。胎児期における母体への完全な栄養的依存から授乳-吸乳行動を介しての栄養摂取への適応過程に関しては、羊水と母体乳頭部及び母乳という嗅覚的味覚的刺激の連合学習が急速に進行することが示唆されている(Kodama,2002)。

一方、離乳期においては、種特異的な自立的栄養摂取の行動パターンとして、ラットには摂水行動と摂食行動と共に、食物を採集する行動も発達していく。食

物採集行動(foraging behavior)の生起を規定する要因には、生息空間のどの位置でどの時間にどの程度の食物を採集できるかという食物源に関する認知の側面と、巣穴から出て外的環境において採集行動をすることによる捕食されるリスクの認知という側面があると思われる。

後者については、餌を見つけたラットは、その場でそれを摂食するか、巣穴まで運搬するかの選択を迫られる。小さい餌はその場で摂食され、大きめの餌は巣あるいは比較的安全な場所に運搬されることが報告されてきた(Nakatsuyama & Fujita,1995; Phelps & Roberts,1989; Whishaw & Tomie,1989)。さらに、餌運搬行動の生起は、摂食時間の長短に依存することが見いだされ、それは未成体ラットでも成体ラットでも同様であった(Nakatsuyama & Makino,1999)。

Phelps & Roberts(1989)は、4本の走路からなる放射状迷路を用いて、先端におかれた餌ペレットが中央部のスタート地点に運搬されるかどうかを調べていた。巣場所とともに比較的安全な場所に餌を運搬する行動をCRF(central place foraging)と呼び、餌の大きさ・摂食時間・餌場までの距離などを変数として、食物採集方略モデルが検討されてきたが、本研究では、営巣場所をシミュレートした場面を設定し、そこに食物を運搬した行動をとりあげることとする。そこで、ここでは特に餌運搬行動(food carrying behavior)ではなく、食物貯蔵行動(food hoarding behavior)という用語を用いる。

食物貯蔵行動の生起は、捕食されるリスクによって影響を受けることが分かってきた。餌のある場所は採餌者にとって餌獲得の場所であると共に、捕食者が採餌者を捕食する場でもある。餌場に長く留まり餌を摂食することは捕食される危険性が高まる。そこで、餌が比較的大きく摂食時間が長い場合は、巣場所に餌を運搬して、巣内で摂食することが適応的となる(Lima, Valone, & Caraco,1985; 飯田・木村,2002)。被捕食可能性は個体に恐怖を喚起させ、餌場での摂食を抑制すると考えられるが、巣外環境で行動することに対す

る恐怖の喚起しやすさには個体差が認められ、それは情動反応性として捉えることができよう。

離乳期後未成体期のラットにおいては、情動反応性の低下現象が認められており（宮本、1997）、巣穴から出て周囲の外環境の情報収集を開始する離乳後の時期には、被捕食可能性にかかわらず、外環境での探索や活動の時間は長いと予測される。すなわち、離乳後の未成体期には食物貯蔵行動は低いレベルを示すと考えられる。

食物貯蔵行動の生起を左右する要因のもう一つの側面は動機づけである。一般的に、食物剥奪によって食物貯蔵行動のレベルが高まることが報告されている（Herberg & Stephens, 1977 他）。一方、摂食行動の動機づけシステムの発達は離乳期後から未成体期を通して進行し、未成体期においては摂食抑制システムの機能の発達は相対的に遅れ、過食傾向にあることが示唆されてきた（Teitelbaum, Chen, & Rozin, 1969; Houpt & Epstein, 1973 他）。すなわち、食物貯蔵行動においても食物剥奪による影響は発達段階によって異なるとも考えられる。

以上より、本研究では第一に、離乳期以後のラットにおける食物貯蔵行動がどの発達段階で開始され、いかなる推移を経て発達していくかを検討する。

第二に、食物貯蔵行動に及ぼす食物剥奪の影響が発達に伴いどのように変化するかを検討する。

最後に、食物貯蔵行動は、餌をくわえ、持ち上げ、移動し、適当な場所で放すという、複数の運動要素からなる一連の行動である。離乳期前後のラットは、こうした複雑な行動パターンが発達途上にある。そこで、運搬行動パターンがどのように発達していくかを検討することを第三の目的とした。

方 法

被験体：離乳期、離乳後期、離乳期後、成熟前期、成熟期にあたりと考えられるウィスター系ラット（26、31、41、60、90-100 日齢、26、31 日齢群は非食物剥奪群、41 日齢以降の 3 群はスプリット・リターによる食物剥奪群と非剥奪群からなる）、各群 10-16 匹で雌雄ほぼ同数になるようにして、計 106 匹が用いられた。これらの被験体は、21-25 日齢で母親から分離された後、集団ケージで、12 時間明暗サイクル（7 時から 19 時が明）の飼育室において、実験日まで餌・水自由摂取で飼育された。

装置：一方を個体ケージ（15 × 30 × 20cm、5 個連結）

に接続された灰色の直線走路（14 × 13 × 90cm、5 本連結）からなる装置が用いられた。

手続き：実験は、装置への順応期間（5 日間）と貯蔵テスト期間（6 日間）からなり、テストは、26、31、41、60、100 日齢より行われた。**装置への順応期間**（第 1 ～ 5 日）：個別ケージ（営巣場所となる）に被験体を入れ、それに接続した直線走路内を 20 時から翌日の 17 時まで自由に探索させた。食物剥奪群は、順応訓練終了後に約 1.5 時間の給餌時間を設けた。非剥奪群は餌自由摂取であった。**貯蔵テスト期間**（第 6 ～ 10 日）：この期間中は両群とも自由給餌条件下で貯蔵テストが行われた。**貯蔵テスト第 11 日目：**両群とも前日の 19 時からの食物剥奪条件下においてテストが行われた。なお、摂水は全ての期間で可能であった。

テストは、個体ケージを装置に接続してから 30 分間 5 分毎に、運んだ食物ペレット数を記録し貯蔵行動の指標とした。また、ペレットを落とした回数、走路での摂食反応（5 分毎に有無を記録、0 - 6 点）、滞在状態（0 - 6 点）が観察された。さらに、21 時間後の 17 時に、走路内に残されたペレット数が記録され（20 からこの個数をひいたものが 21 時間後貯蔵・消費個数となる）、体重測定及び装置内洗浄がなされた。これらのテストは暗期の 20 時から 30 分間赤色光下で行われた。なお貯蔵テスト用ペレットは、26、31 日齢で 2gm、41 日齢以降は 3-4 gm と大きさが変えられた。

結 果

1. 自由給餌条件下での貯蔵行動

Fig.1 に、30 分間のテスト中の平均貯蔵反応頻度を示した。貯蔵反応の頻度は少ないものの 26 日齢で既に安定して出現しており、31、41 日齢で停滞しているが、60、100 日齢で高レベルの反応を示した。41 日齢以降で、テスト 5 日間の反応数について剥奪経験 × 日齢 × テスト日数の分散分析を行ったところ、食物剥奪経験群の反応レベルは、60、100 日齢で非剥奪経験群より高いこと（ $F=7.498$, $df=1/74$, $p<.01$ ）、100 日齢で反応頻度が上昇する傾向がみられること（ $F=2.511$, $df=2/74$, $p<.10$ ）、テスト日数に伴う減少傾向がみられることがわかった（ $F=2.418$, $df=4/296$, $p<.05$ ）。

Fig.2 は、21 時間後に測定された貯蔵・消費ペレット個数を示す。30 分間の貯蔵テストの結果とほぼ同様の傾向を示した。日齢に伴う増加傾向は 60 日齢から 100 日齢で認められ（ $F=4.367$, $df=2/74$, $p<.05$ ）、

特に食物剥奪経験の効果は100日齢で顕著であった（ただし交互作用は有意ではない）。

2. 食物剥奪条件下での貯蔵行動

Fig.1 のテスト6日目に行われた食物剥奪条件下の

貯蔵反応頻度についてみてみると、26日齢を除くいずれの日齢においても5日目よりも増加していることが認められる。41日齢以降のテスト30分間での分散分析によると、100日齢が他の日齢より反応レベルが高い傾向が認められた ($F=2.552$, $df=2/74$, $p<.10$)。

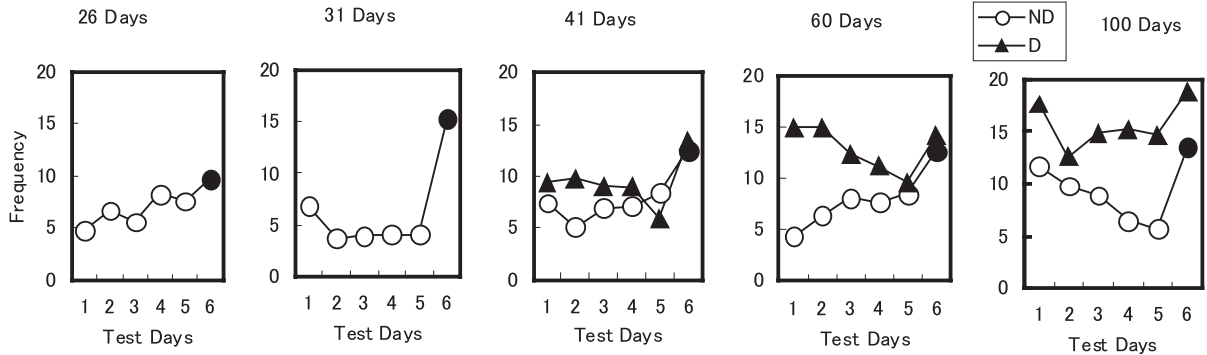


Fig.1 Mean frequencies of hoarding responses in each age group over 6 test days.

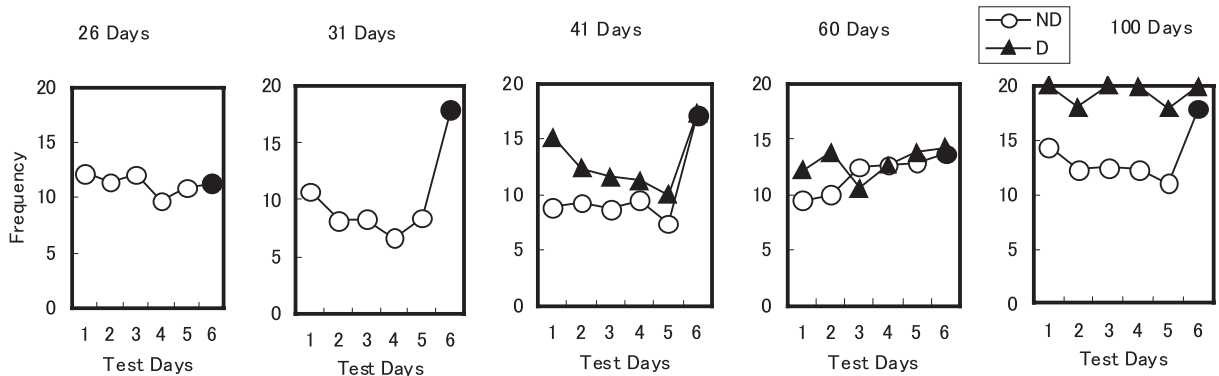


Fig.2 Mean number of pellets hoarded and consumed after 21 hrs in each age groups over 6 test days

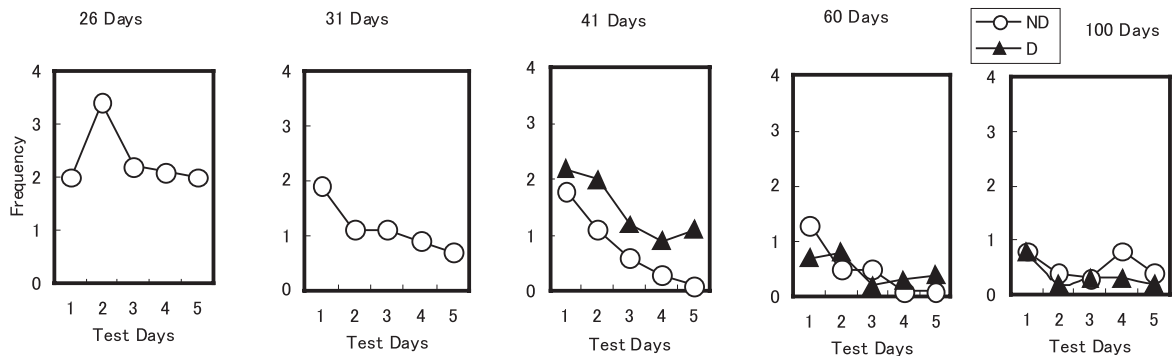


Fig.3 Mean frequencies of pellets droppings in each age group over 5 test days

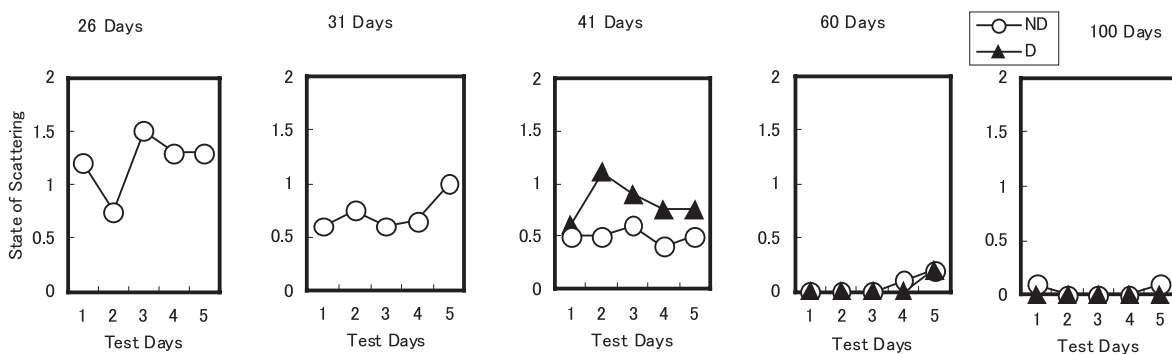


Fig.4 Mean scores of scattering-state in each age group over 5 test days

また21時間後の貯蔵・消費個数でも、Fig.2の6日目が示すように、100日齢の反応レベルが有意に高いことがわかった ($F=3.386$, $df=2/74$, $p<.05$)。

3. 貯蔵行動パターンの変化

それでは、貯蔵行動の反応パターンには日齢に伴う変化はみられるのだろうか。離乳期直後のラット(26、31日齢)には、ケージに戻る走路上でペレットを落としてしまう落下反応が頻繁に認められた。落下反応数は日齢に伴い減少するが(Fig.3、非剥奪経験群の分散分析、 $F=3.893$, $df=4/60$, $p<.01$)、さらに26日齢では、落としたペレットを再びくわえることができず、結果的に走路上にペレットを散乱してしまうことになった。Fig.4はペレット散乱状態の平均評定値であるが、日齢に伴い低下し、60日齢以降はほとんどみられなかった ($F=8.908$, $df=4/54$, $p<.001$)。食物剥奪経験の効果は有意ではないが、41日齢で認められた。

4. 走路内滞在状態

貯蔵行動は情動反応性と関係があるとされているが、本実験においても、(情動反応性が高いことにより)ケージから走路に全く出ず、その結果、貯蔵行動を示さない個体と走路に横たわったり摂食したりする(情動反応性が低い)個体がみられた。日齢に伴う走路内滞在時間には顕著な変化がみられなかったが、走路内で摂食した頻度については、日齢に伴い減少を示した ($F=7.910$, $df=4/60$, $p<.001$)。

考 察

貯蔵テストの結果から、まず貯蔵反応は26日齢において頻度は少ないながらも出現しており、30-40日齢では停滞しているが、60-100日齢で上昇を示した。すなわち離乳直後の30日齢以前に貯蔵行動は安定して発現することが認められた。ラットの固形食物の摂食は16日齢頃に開始され、それ以降離乳過程が進行し、母子分離がなされないと30日齢頃まで、摂食・摂水行動と授乳-吸乳エピソードが並存することが報告されている(宮本,1987)。食物貯蔵行動の初期形態は、離乳期以前に発現しており、母仔相互作用が関与していることも考えられる。

6日目の食物剥奪条件においては、離乳期直後を除き貯蔵行動の促進的影響が認められた。また、食物剥奪経験の効果は41日齢では認められないものの、

60、100日齢では顕著な促進的影響が認められた。以上のように、動機づけレベルが貯蔵行動へ及ぼす促進的影響は、60日齢から90日齢にかけて発達するようである。性成熟以前のラットは体重当りの摂取量を成体と比較すると過食的であり、体重のコントロールが未発達であるとする Teitelbaum et al.(1969) の報告を考え合わせると、この結果は、飢餓動機づけに対する感受性の違いを反映していると考えられる。

一方、21時間後の貯蔵・消費個数の結果は、41日齢で剥奪による促進効果が認められたものの、60日齢ではそれが認められなかった。この結果は、貯蔵行動に及ぼす動機づけレベルの影響が速やかに表われるのは成体期前期を待たなければならないことを示唆している。

次に、運動パターンの発達に関して、特に食物ペレットの落下反応に注目した。26、31日齢で頻繁にみられたのは、くわえたペレットをケージに戻る際に落としてしまう反応であった。さらに、26日齢では、落としたペレットを再びくわえることができず、結果的に走路上にペレットを散乱してしまうことになった。これは、この時期の仔ラットが食物ペレットを探し、それを再びくわえるという定位反応が未発達なこと、さらに注意の欠如や作業記憶の未発達が関与していると思われる(Hall & Bryan,1980)。

以上の結果は、情動反応性の発達的变化及び個体差からの考察が可能と思われる。貯蔵行動は個体の情動反応性と関係があるとされているが、本実験においても、ケージから走路に全く出ず、その結果貯蔵行動を示さない個体と走路に横たわったり摂食を示したりする個体がみられた。100日齢でみられたようなテスト日数に伴う貯蔵反応数の減少は、巣内と巣外の区別がなくなったこと、すなわち装置への馴化によるのかもしれない。

Miyamoto(2006)は、ラットの離乳期後未成体期における、新奇場面や嫌悪刺激に対する情動反応性の一時的低下現象を、この時期の個体発生的適応に関連して考察した。離乳後の外的環境に対する探索行動は、捕食される危険性の予期の一つの側面である情動反応性により抑制される。巣穴から出て初めて食物採集を開始する離乳直後の未成体期に一時的に情動反応性が低下することは、こうした巣穴付近の探索行動の促進、食物採集行動の活性化や近隣の認知地図の形成など、生態学的ニッチに適応的であると考えられる。すなわち、本実験において離乳後の未成体期ラット(特に31日齢)が示した低レベルの食物貯蔵行動

は、こうした情動反応性の低下を反映している可能性が考えられる。

さらに、貯蔵行動の途中でのペレット落下反応は、巣穴及びその近辺に食物を散逸させることになる。摂食を開始した直後の離乳期前後のラットは食物源に持続的に定位することが困難であることが示唆されており（宮本,1997他）、そうした状態はこの時期の仔ラットにとってはむしろ摂食を促進する好適な状態となる。また、餌運搬行動の捕食者以外の促進要因として、他個体による餌略奪の危険が挙げられる（Whishaw & Tomie,1987）。また、Calhoun (1962)は、大きな飼育環境でのドブネズミの観察を行い、他の個体から中程度の攻撃を受けるラットが自分の巣穴への貯蔵が多く、ひどく攻撃される個体は近くの食物の散乱場所まで運搬するが、それ以上餌に注意しないことを報告している。食物を散乱させることは、食物源から離れているラットにとって、食物への接近をたやすくするとしている。すなわち、食物の貯蔵行動を完了せずに散乱させることは、離乳期後のラットにとっては適応的な行動と考えられる（個体発生的適応）。

今後の課題としては、前述のように、離乳期前の母仔相互作用場面の観察を行ない、貯蔵行動がいつ頃から発現し始めるのか、環境要因としての母親ラットが果たす役割は何か、また、離乳期以降の貯蔵行動と情動反応性の関連を発達的に検討することが必要と思われる。

SUMMARY

Food hoarding behavior of laboratory female and male rats was observed in different ages (26, 31, 41, 60, 100 days) for 6 days. Rats were observed to hoard food pellets from the end of the alley to the adjacent home cage. After the adaptation period to the apparatus for 5 days, the deprived and non-deprived rats were tested of pellets-hoarding behavior under dark condition for 30 min, and then the cumulative numbers of hoarded pellets were recorded 21 hrs later. On Day 6, they were tested under deprived condition.

It was shown that the mean frequencies of hoarding responses increased with age except

30-days rats. They scattered pellets on the alley, resulting lower level of hoarding than the older rats. But the deprivation of food activated the hoarding behavior, as did the older rats. Further, pellet-droppings were frequently observed in 26- and 30-days rats, indicating unskillful handling in these young pups.

Behavioral patterns of 30 days-rats were discussed as examples of the ontogenetic adaptation of post-weaning, pre-juvenile rats.

引用文献

- Alberts,J.R. 1987 Early learning and ontogenetic adaptation. In N.A.Krasnegor, E.M.Blass, M.A.Hofer & W.P.Smotherman (Eds.) *Perinatal development: A psychological perspective*. New York: Academic Press.
- Calhoun,J.B.A. 1962 A Behavioral Sink. In L.B.Eugene (Ed.) *Roots of Behavior*. Harper & Brothers, New York.
- Galef,B.G.Jr. 1981 The ecology of weaning: Parasitism and the achievement of independence by altricial mammals. In D.J.Gubernick & P.H.Klopfer(Eds.) *Parental care in mammals*. New York: Plenum Press.
- Hall,W.G., & Bryan,T.E. 1980 The ontogeny of feeding in rats II : Taste development as measured by intake and behavioral responses to oral infusions of sucrose and quinine. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 95, 240-251.
- Herberg,L.J.,& Stephens,D.N. 1977 Interaction of hoarding and thirst in the motivational arousal underlying hoarding behavior in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91, 359-364.
- Hoffman,C.M., Graham,S.F.,& Alberts,J.R. 1999 Ontogenetic adaptation and learning : A developmental constraint in learning for a thermal reinforcer. *Developmental Psychobiology*, 34, 73-86.
- Houpt,K.A., & Epstein,A.N. 1973 Ontogeny of controls of food intake in the rat: GI fill and glucoprivation. *American Journal of Physiology*, 225, 58-66.
- 飯田成敏・木村裕 2002 ラットの運搬行動に及ぼす電気ショックの効果 動物心理学研究 52, 1-7.
- Kodama,N. 2002 Effect of odor and taste of amniotic fluid and mother's milk in nipple attachment in mice. *Developmental Psychobiology*, 41, 310.
- Lima,S.L., Valone,T.J., & Caraco,T. 1985 Foraging-efficiency-predation risk tradeoff in the gray squirrels. *Animal Behaviour*, 33, 155-165.

- 宮本邦雄 1987 ラットにおける授乳行動と吸乳行動に及ぼす母仔分離の影響. 心理学研究, 58, 33-239.
- 宮本邦雄 1997 離乳後の未成体期ラットにおける情動反応性の一時的低下現象—ランウェイテストを指標とした検討— 心理学研究, 68, 339-345.
- Miyamoto,K. 2007 The ontogenetic adaptation in behavioral development in post-weaning pre-juvenile rats *Bulletin of Tokai Women's University*. 26, 205-211.
- Nakatsuyama,E., & Fujita,O. 1995 The influence of the food size, distance and food site on food carrying behavior in rats(*Rattus Norvegicus*). *Journal of Ethology*, 13, 95-103.
- Nakatsuyama,E., & Makino,J. 1999 Food carrying determined by eating time of food in rats(*Rattus norvegicus*). *Psychobiology*, 27, 133-134.
- Oppenheim,R.W. 1981 Ontogenetic adaptations and retrogressive processes in the development of the nervous system and behavior: A neuroembryological perspective. In K.J.Connoly & H.F.R.Prechtl (Eds.), *Maturation and development: Biological and psychological perspectives* (pp.73-109). Philadelphia: J.P.Lipponcott.
- Phelps,M., & Roberts,W.A. 1989 Central place foraging by *Rattus norvegicus* on a radial maze. *Journal of Comparative Psychology*, 103, 326-338.
- Teitelbaum,P.,Chen,M.F.,& Rozin,P. 1969 Development of feeding parallels its recovery after hypothalamic damage. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 67, 430-441.
- Whishaw,I.Q.,& Tomie,J.A. 1989 Food-pellet size modifies the hoarding behavior of foraging rats. *Psychobiology*, 17, 93-101.